第20卷 第2期　　昆 虫 学 报　　Vol. 20, No. 2
1977 年 5 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　May, 1977

夜蛾趋光特性的研究——复眼反射光的变化和上灯概率分析

李典谟　　马幼飞
（中国科学院北京动物研究所）

近年来，利用灯光直接控制虫害的科学实验运动正在我国蓬勃发展，并已在生产实践中显示出重要的地位。认真总结各地经验，在群众性的科学实验所取得的成绩基础上，进一步发挥灯光防治的作用，是十分必要的。

国内外的资料都反映了许多夜蛾的一个共同现象，就是在灯光的引诱范围内，总有相当数量的个体并不上灯。例如，在江苏省南通地区农业科学研究所（1975）的报告中提到，黑光灯下棉铃虫蛾量少，高峰不明显；改用双光源后，诱蛾量增高很多倍，但在灯区内仍有少量卵粒。在江西省峡江县农业局植保站等（1975）的报告中提到，距黑光灯高压电网半径 20 米左右圆面积内螟卵密集，距电网半径 20—50 米圆面积内螟卵密度显著降低。Hartstack 等（1971）用标记回收的方法，测定了在半径为 100 呎左右的面积内，40 瓦黑光灯对于美国棉铃虫的诱集效率为 42.8±4.9%；对于粉纹夜蛾的诱集效率为 61.4±7.7%。在我们的实验器内，无论单个光源或者成组光源，对于棉铃虫和烟青虫的引诱率通常最高只有 60% 左右（丁岩钦等，1974）。为什么在同种夜蛾的个体之间会有如此明显的行为差异？这对提高灯光诱蛾效率，是一个应该查清的问题。

夜蛾上灯或不上灯，除了会受环境条件的影响外，从体内来看，是一整套行为控制系统的活动结果。其中，任何一个环节上的状态，都有可能影响最后的反应。各地田间剖腹检查的大量材料已经证明，上灯或不上灯与性别无关，而且也不是成虫历期所决定的。由于现在已经发现复眼对于波长的反应与成虫对于波长的选择有着相关现象（高慰曾，1976），所以我们对于复眼作了进一步的研究。检查在同样的黑暗环境中，烟青虫复眼所处的状态究竟是否一致；以及在突然受光后，棉铃虫复眼发生的变化是否一致。并且根据试验结果，对于上灯概率进行了分析。

这两个近缘种的复眼在白天或在明亮的环境中呈绿色（以下简称“昼眼”），同时，眼内核心部位往往呈黑色，对于外来光线的反射能力极低。入夜后或在黑暗环境中，复眼表面变为黑色（以下简称“夜眼”），而眼内的核心部位对于正面投射的光线具有相当强的反射能力。我们就以复眼反射力的变化作为具体的检查内容，因为这是夜蛾类共有的，同时又是人们了解得比较少的一个特性。

一、测量装置

装置示意如图 1，被测的复眼放置在一个带有投光器的双筒显微镜的载物台上。测量复眼反射力的光由投光器中的一个 6 伏 15 瓦的灯泡发出，并且通过一个灰色滤光片和

部分反射镜以及接物镜后垂直投射到复眼上，在复眼表面测得的投射光强度约为 330 微瓦/平方厘米。接收器是 MS-9SY 型光电倍增管,安置在一侧的接目镜上。接目镜中放一个中心有圆孔的金属片,使只有从复眼中部反射出的光线,才可以充分地射入接收器的窗口。一个输出负高压的稳压电源(国营二六一厂出产的 FH426B 型 3kv 高压电源)供给光电倍增管约 1,000 伏的负高压。光电倍增管的输出，通过一个 500 千欧的电阻在数字电压表上显示。单色光也是由一个 6 伏 15 瓦的灯泡发射,通过干涉滤光片(西德蔡司厂产)直接投射到复眼上。各种单色光的强度事先已用中性滤光片衰减以达到均等，在复眼表面测得的单色光强，约为 12.4 微瓦/平方厘米。所有光的绝对强度都是用吉林大学生产的并经计量院校准的真空热电偶测得。

二、实验方法及结果

(一) 暗适应中复眼反射力增加过程和最大反射力

材料取自羽化后 2—10 天的烟青虫。实验分上、下午进行。上午测的蛾子,在暗适应前给以 14 小时光强为 175 勒克司的前期光照,下午测的蛾子在暗适应前给以 3 小时同样光强的前期光照。然后,把活蛾剪去翅、腿和触角,固定在一个能上下调节的小台上,置于显微镜物镜下。调整复眼位置,直到目镜里能看到清晰的小眼,视野对准复眼的黑核。安置完毕后，先测一下昼眼的反射光。并且记录下电压表显示的读数。然后使复眼进入暗适应，以后每隔半小时测一次。每次测量时间约五秒钟。预备实验对一个充分暗适应的虫眼每隔五分钟进行一次测量,测量多次结果基本稳定,说明测量光对复眼反射力无显著影响。

在预备实验中，我们又测定了反射光在达到最大数值后的波动情况。实验表明：此时复眼反射力相对稳定而有轻微的波动。因此在后来的实验中，当测量到的读数比半小时前的读数不超过 5% 时，就不再继续测量。而认为半小时前的测量时反射力已达到最大数值。

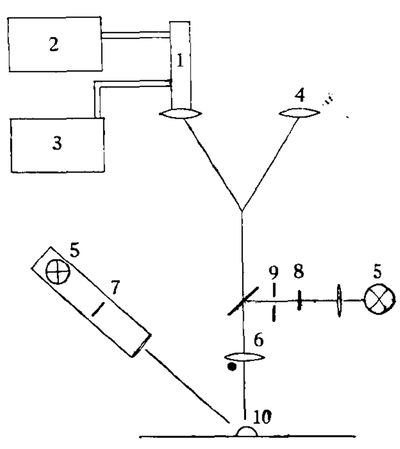


图 1　测量装置图

1. 光电倍增管；　2. 高压电源；
3. 数字电压表；　4. 显微镜目镜；
5. 6 伏 15 瓦灯泡；　6. 显微镜物镜；
7. 干涉滤光片；　8. 灰色滤光片；
9. 光圈；　10. 复眼

正式实验共用了 21 头雌蛾和 19 头雄蛾，包括不同的历期。性别和历期对反射力增长速率无明显作用。另外，前期光照 3 小时与 14 小时差异也不明显。暗适应期间反射力的增长过程见图 2。从结果来看，增长速率在个体间差异很大；快的个体约经过一小时即达到反射最大值，慢的个体经过三小时才达到最大值,而绝大部分个体(79%)达到反射最大值约在一小时至二小时半期间。几乎有一半的个体在一小时半尚未达到最大值。

这项实验说明了昼眼往夜眼方向的转化速率很不一致。至少,在进入相同的黑暗环境后的初期阶段内,不同个体的复眼处于不同的状态。按照 Höglund (1963, 1966) 的报道,夜蛾复眼中反光面积的增大，伴随着复眼对于光线敏感程度的提高。所以推测在入夜初

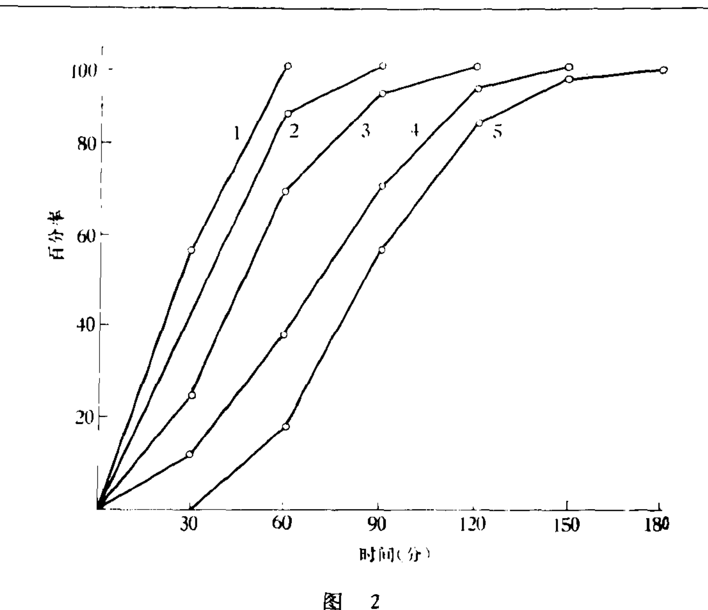


图 2

1—4. 分别表示经过 60 分，90 分，120 分和 150 分达到反射最大值的四类复眼的转化程度百分率。5. 表示达到反射最大值的复眼个数百分率。
1—4. 圆圈纵坐标为暗适应瞬间复眼反射力相对于最大反射力的百分率。
5. 圆圈纵坐标为对应的时间里达到反射最大值的复眼个数占实验总个体数的百分率。

期，不同个体的复眼可能具有不同的灵敏度和不同的耐光程度。

此外，通过实验还可以看出，在昼眼和夜眼之间，反射能力相差很悬殊。夜眼中心部位的最大反射力相当于昼眼中心部位的 62 倍—80.9 倍，平均约为 73 倍。为了探索在光线投射方向上，复眼的反射率究竟有多大，我们把这两种状态复眼的测量数值，分别与一个已知反射率的平面镜的测量值相比较，换算成该方向上复眼的反射率，列入表 1。显然复眼反射光并不是全部集中在光线的投射方向上，表中所列数字不代表在其它方向上的反射率。

表 1 昼眼和夜眼在光线投射方向上的反射率比较

材料及处理	成虫历期（天）			性别		前期光照（小时）	
	2—3	4—6	7—10	雌	雄	3	14
虫数（头）	14	11	13	20	18	22	18
昼眼反射率(%)	0.046	0.044	0.047	0.047	0.047	0.045	0.050
夜眼反射率(%)	2.85	3.44	3.8	3.26	3.58	3.39	3.45
增长倍数	62	78.2	80.9	69.4	76.2	75.3	69
平均倍数	73.2			72.6		72.5	

（二）夜眼受不同单色光照后反射率的改变

材料取自羽化后 2—10 天的棉铃虫，实验前的处理如前。在显微镜下放置后，先记录昼眼读数，然后进行二小时半的暗适应。在预备实验中，经过暗适应后每隔一小时半用同

一单色光照射夜眼十分钟，连续进行多次。结果表明：由于单色光照射所引起的夜眼反射力的降低，经过一小时半暗中恢复，大部份都能达到原来的状况。而且两次同一单色光照射所引起的反射力变化差异不大。

正式实验共分四组。各组分别比较 405 毫微米与另一波长的单色光照射夜眼后所引起的变化。下面试以第一组为例进行说明：复眼经两小时半暗适应后先测一下夜眼读数，其后在暗中停五分钟，以便消除测量光对夜眼反射力可能的影响。然后用 405 毫微米的单色光照射夜眼十分钟，照毕后即再测复眼的反光读数。接着是一小时半的恢复期，再换 436 毫微米的单色光按上面方法同样进行测量。为了消除单色光照先后次序所引起的差异，采取轮流调换的方法，即半数成虫先照 405 毫微米的光，另半数成虫先照 436 毫微米的光。每次实验直至完毕时，成虫依然保持存活。整个实验均在室温 16—20℃ 中进行的。

由实验数据可算得单色光照后复眼反射力的相对变化率 ΔP。设 P_d 为昼眼反射读数，P_n 为夜眼反射读数，P_s 为单色光照射后复眼的反射读数。则

$$\Delta P = \frac{P_n - P_s}{P_n - P_d} 100\%。$$

用成对的 t 检验，比较了各组的两种单色光所引起复眼的相对反射率的变化。结果列于表 2。

表 2　棉铃虫夜眼受光后反射率的变化情况

虫数（头）	13		17		13		16	
照射光(毫微米)	405	436	405	466	405	554	405	671
平均变化率 $\bar{P}$(%)	67.8	69.5	74	75.6	77.5	65.5	73	42.5
变化范围(%)	8.5—98.8	8.5—98.1	7—100	35.5—100	47.2—100	28.2—95.9	40.8—98.9	1.4—100
$\bar{P}_\lambda/\bar{P}_{405}$*	1.03		1.02		0.85		0.58	
显著性 t 值	0.596		1.29		2.75		4.68	
差异显著性	不显著		不显著		显著		显著	

* λ 为比较波长。

从实验中看出以下几个情况：第一，任何一种给定强度的单色光所引起的变化率，在个体之间是有变异的。也就是说，同一光线对于不同个体的夜眼的刺激性，大小不一。第二，任何两种单色光所引起的变化率之间的差别，在个体之间差异不大。换句话说，不同的光线对于不同个体的相对刺激性，比较一致。第三，405 毫微米引起的变化率很大，554 毫微米引起的变化率较小，而 671 毫微米引起的变化率最小。这个情况与它们对于成虫引诱性大小的顺序是一致的（丁岩钦等，1974）。同时，也进一步在可见光波段内，证实了高慰曾（1976）报道的复眼与行为的相关现象。第四，405、436、466 毫微米引起的变化率没有差别，但它们对于成虫的引诱性却不一样。这个情况反映了夜眼对于某一波长耐受力的大小，并不是决定成虫对于这一波长的选择性的唯一因素。

至于鳞翅目成虫复眼经过暗适应后反射率增高的原因，过去一般认为是由眼底的气管反光组织所反射的。在光适应时随着屏蔽色素的向内移动，这种反射力就大大降低了。

例如 Miller 和 Bernard (1968, 引自 Swihart 等 1974) 对一种蝴蝶的复眼用电子显微镜进行了研究,得到了类似的结论。但近年来,已有人提出异议。S. L. Swihart 等(1974) 提出复眼反射能力来源于角膜下面 (介于角膜和晶椎之间) 的一个叫做角膜突起 (corneal process) 的区域。在光适应时,由于一种特别的网膜细胞的收缩,引起角膜突起的扩展,改变了它的光学特性。这种机理引起了反射光的消失。虽然蝴蝶的眼睛和夜蛾的眼睛是属于两种类型,但它们眼睛反光的机理是相似的。此外,D. K. Edwards (1964) 报道了一种缺乏屏蔽色素的灯蛾复眼,它在暗适应后出现一种银色的光斑,当它回到亮处后十分钟,这种光斑也随之消失。由此他认为在这些蛾子中,屏蔽色素的移动在暗适应中是第二位的,还有某些过程比色素的移动更为基本。

三、上灯概率分析

Radl (引自 Verheijen, 1958, 未见原文)以及 Robinson (1952) 都提出过相似的意见,认为昆虫的上灯行为是由于在黑暗的环境中,灯光使复眼发生眩耀而引起的。高慰曾(1976) 通过实验看出,复眼对于引诱性最强的紫外线,耐受能力最差。我们在用不同波长的可见光照射夜眼后,也得到了同样的结果。根据这种观点,在一定的能量范围内,复眼接收的光源直射能量越强,则光源对蛾子的引诱作用也就越强。所以,上灯概率 p, 与棉铃虫复眼所处点的灯光照度* I/r^2 成正比(I 是诱蛾灯的发光强度*, r 是复眼与光源的距离)。另一方面,按照上述观点,环境亮度(对夜蛾复眼灵敏度而言)将会妨碍扑灯行为。满月夜的灯光诱蛾效率一般较低就可能与此有关。此外,436 和 466 毫微米对于棉铃虫夜眼的转化作用与 405 毫微米相同,但它们的引诱性不如 405 毫微米,也许就是因为它们能使光源近旁环境更亮的缘故。因为,参考 Agee (1973) 的报告,美国棉铃虫对于这两个波长的敏感性大于对 405 毫微米。所以,上灯概率与该处背景光 $F \times \left(\frac{I}{r^2}\cos\alpha + I'\right)$ 成反比 (见图 3)(I' 是夜空自然照度,F 是周围环境的散射系数)。如果用函数 $f(x)$ 来表示复眼暗适应状态对诱集影响系数的话,那上灯概率 p 为下面形式:

$$f(x) \times \frac{I}{r^2} \Big/ \left(\frac{I}{r^2}\cos\alpha + I'\right) \times F。$$

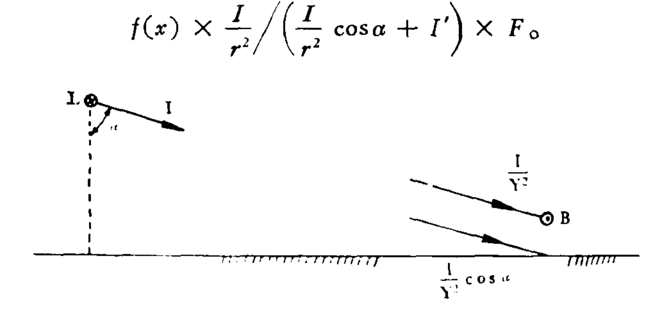


图 3 复眼所受的照度和地面环境照度的示意图
L. 光源; B. 复眼; α 角. 光源与夜蛾所在地的连线和光源垂线的夹角 I. 诱蛾灯的发光强度(图中 Y² 应为 r²)

* 发光强度、照度除用光度学单位外,还能用类似的能量数量,即用绝对单位度量。例如能量照度用瓦特/厘米²等。因为昆虫的视觉光谱与人明显不同,所以这儿的发光强度、照度均用绝对单位度量,不能用光度学单位(并限于昆虫的视觉光谱之内)。有关这方面知识可参看福里斯、季莫列娃著《普通物理学》第三卷第一分册中译本第 216 页。

化简后可写为：

$$\frac{I \times f(x)}{(I\cos\alpha + I'r^2) \times F} \qquad (1)$$

从(1)式可知，上灯概率 p 并不和诱蛾灯的发光强度 I 成线性关系。这也许就是大功率的灯并不能收到成倍的诱集效果的原因。

此外，昼眼转化速率，个体差异很大。又由于要达到充分转化时间较长，因此推测在入夜后的一段时间里，田间虫眼状况是各不相同的。有的已处于充分夜眼状态，有的尚在转变中，有的可能仍停留在接近昼眼状态。这种差异使得不同个体的复眼对于灯光具有不同的敏感性以及不同的耐光能力，当然也就会影响成虫对于灯光发生不同的行为反应。结果有的上灯，有的不上灯。因此，作者推测复眼状态上的不同可能是棉铃虫不能全数上灯的原因之一。

Hartstack 等(1968, 1971), Bowden 等(1973)都曾经针对灯光的诱捕概率和诱捕数量作过一些数学分析。但在他们的工作中，没有涉及复眼状态这一变量。

如果我们考虑了复眼状态并用极坐标来表示灯光诱集平面的位置时，在位置(r, θ)这点棉铃虫或烟青虫被诱集的概率除是(r, θ)的函数外，并与此时复眼状态有关。如用 x 表示复眼的状态，用 p 表示诱集概率，那么(1)式可一般写成：

$$p = P(r, \theta, x)。$$

此时，棉铃虫分布密度函数也应与复眼状态有关，令为 $g(r, \theta, x)$。则在灯光诱集区域 Ω 内，被诱集的蛾数为

$$n = \iiint P(r, \theta, x) g(r, \theta, x) r d\theta dr dx。$$

平均诱捕概率

$$\bar{p} = \frac{n}{N} = \frac{\iiint P(r, \theta, x) g(r, \theta, x) r d\theta dr dx}{\iiint g(r, \theta, x) r d\theta dr dx}。$$

N 为区域 Ω 内总虫数。

总之，夜蛾扑灯的规律是十分复杂的，里面包含有很多辩证的关系，还没有被人们完全认识。我们在此所作的一些分析也是极其初步的，肤浅的。我们相信：认真学习毛主席的哲学著作，用辩证唯物主义指导科学研究，一定能揭示夜蛾上灯的规律，为进一步大大提高诱蛾灯的效率作出贡献。

参　考　资　料

江苏省南通地区农业科学研究所　1975　双光源诱杀农林害虫的研究。昆虫学报 **18**(3)289—94。

江西省峡江县农业局植保站及罗田公社农技站　1975　黑光灯高压电网对三化螟的防治效果。昆虫知识 **12**(3):19—20。

丁岩钦等　1974　夜蛾趋光特性的研究：棉铃虫和烟青虫成虫对单色光的反应。昆虫学报 **17**(3) 307—16。

高慰曾　1976　夜蛾趋光特性的研究：复眼反应与行为反应的相关现象。昆虫学报 **19**(1)59—62。

Agee, H. R. 1973 Spectral sensitivity of the compound eyes of field collected adult bollworms and tobacco budworms. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **66**:610—5.

Bowden, J. *et al.* 1973 The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa; II. The effect of moon phase on light trap catches. *Bull. Entomol. Res.* **63**:129—42.

Edwards, D. K. 1964 Light-dark adaptation, and 'glow' in abnormal moth eyes without pigment. *Nature*, Lond. 202, 621—2.
Hartstack, A. W. *et al.* 1968 A technique for measuring trapping effeciency of electric insect traps. *J. Econ. Ent.* **61**:546—52.
———— 1971 Determination of trap spacings required to control an insect population. *J. Econ. Ent.* **64**:1090—100.
Höglund, G. 1963 Receptor sensitivity and pigment position in the compound eyes of nocturnal Lepidoptera. *Life Science*. **6**:862—5.
———— 1966 Pigment migration, light screening and receptor sensitivity in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. *Acta physiol. Scand.* 69, Suppl. 282, pp. 56.
Robinson, H. S. 1952 On the behaviour of night flying insects in the neighbourhood of a bright source of light. *Proc. Royal Ent. Soc. London*, Series A. V. **27**:13—21.
Swihart, S. L., W. C. Gordon and R. J. Machwart 1974 Reflections on the eyes of butterflies. *J. Insect Physiol.* **20**:359—81.
Verheijen, F. J. 1958 The mechanism of the trapping effect of artificial light sources upon animals. *Archs néerl. Zool.* **13**:1—107.

STUDIES ON THE PHOTOTACTIC BEHAVIOUR OF NOCTUID MOTHS: CHANGE IN REFLECTING POWER OF THE COMPOUND EYES AND AN ANALYSIS OF THE TRAPPING PROBABILITY

LI DIAN-MO AND MA YOU-FEI
(Peking Institute of Zoology, Academia Sinica)

After entering the dark, the reflecting power of the compound eyes of *Heliothis assulta* (Guenée) increased in very different rates among different individuals. In some of them, the reflecting power reached the maximum after one hour, while in most of them it took 1.5—2.5 hrs. Rarely it would take more than 2.5 hrs. to reach the maximum.

The reflecting power of the central portion of the night eyes at the axis of incident light is about 62 to 80.9 times (73 on average) greater than the day eyes. The night eyes of *Heliothis armigera* (Hübner) exhibited a great decrease in its reflecting power after 10 min. illumination by 405 nm, and a lesser decrease by 554 nm and 671 nm. The different effects of these wave lengths on the night eyes agree with their attractiveness to the moths, 405 nm being most attractive, 554 nm and 671 nm less attractive. However, the effects of 436 nm and 466 nm on the night eyes were the same as that of 405 nm, although their attractiveness are slightly weaker than the later. From the results of the experiments, the lamp-trapping probabilities for the two species have been discussed.